

青藏高原不同海拔矮嵩草抗逆性的比较研究*

韩发 贲桂英 师生波

(中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001)

摘要 主要对生长在海拔4000m (大坂山), 3200m (海北站) 和2200m (西宁) 地区同种矮嵩草的生理生态适应性进行了比较研究。结果表明: 生长在3个不同海拔地区的矮嵩草其生长发育和干物质积累具有明显差异, 随着海拔高度的增加, 植株高度明显变低, 叶面积、叶绿素含量和干物质积累减少; 类胡萝卜素和类黄酮含量增加; 光合速率、光饱和点和光补偿点提高; 光呼吸强度减弱。在花果前期, 海拔4000m 处植株地上组织的蔗糖、果糖、葡萄糖和可溶性总糖含量分别比3200m 处的高65.4%, 110.2%, 121.6% 和84.6%; 地下组织的分别高5.6%, 17.8%, 88.6% 和43.8%。在枯黄前期, 两地地下组织的蔗糖、果糖、葡萄糖和可溶性总糖含量则高于地上组织的含量。同时, 大坂山和海北站地区的植株叶过氧化物酶活性平均比西宁的分别高88.2% 和38.8%。提示青藏高原地区高海拔矮嵩草所以具有很强的抗逆能力, 这与它结构功能的特异性, 抗寒物质和过氧化物酶活性的明显增加密切相关。

关键词: 海拔, 抗逆性, 生理生态特性。

COMPARATIVE STUDY ON THE RESISTANCE OF *Kobresia humilis* GROWN AT DIFFERENT ALTITUDES IN QINGHAI-XIZANG PLATEAU

Han Fa Ben Guiying Shi Shengbo

(Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Xining, 810001, China)

Abstract The paper reports comparative studies on the physiological-ecological adaptiveness of *K. humilis* grown at different altitudes (Daban Mt 4000m a.s.l.; HaBei station 3200m a.s.l. and Xizang 2200m a.s.l.) in Qinghai-Xizang Plateau. Results showed that growth and matter accumulation of *K. humilis* at different altitudes had obvious differences. Plant height, leaf area, content of chlorophyll and dry matter of plants tended to decrease with increasing altitude. The content of carotenoid and flavonoid, photosynthetic rate, light compensation point and light saturation point of plants increase with increasing altitude, and photorespiration rate declined. The content of sucrose, fructose, glucose and the total soluble sugar of aboveground tissue of plants grown at Daban Mt increased by 65.4%, 110.2%, 121.6% and 84.6%, as compared with that of Haibe station respectively during exuberance. The below ground tissue increased

* 国家自然科学基金资助项目及中国科学院“九五”重点资助项目研究的部分结果。

收稿日期: 1996-06-17, 修改稿收到日期: 1997-02-20。

by 5.6%, 17.8%, 88.6% and 43.8% respectively. In addition, the content of sucrose, fructose, glucose and the total soluble sugar of below ground tissue of plants from Dabann Mt and Haibei station was higher than that of aboveground tissue during wintering. At the same time, the peroxidase activity in the leaf of plants from Dabann Mt and Haibei station was increased 90.0% and 28.1% in average than that of Xining respectively. The results demonstrated that plants grown at higher altitude in Qinghai-Xizang Plateau possess stronger resistance and adaptiveness. It is clear that the physiological-ecological characteristics of *K. humilis* were associated with its specific structure, with increase of cold-resistant matter and peroxidase activity.

Key words: altitude, resistance, physiological-ecological characteristics

研究青藏高原生物对高海拔地区的高寒低温、缺氧干旱和强烈的太阳辐射以及紫外线等极端环境胁迫的响应和适应性,无论在科学价值或生产实践上都具有重要的意义。其中不畏严寒,迎风冒雪,傲寒而立的高山植物长期忍耐冰点以下低温胁迫而又不受损伤的生理生态适应特性已引起科学家的极大兴趣和关注^[1,2]。

气候变化是强烈影响生物进化、适应与发展的重要因素之一,至今生长在青藏高原特殊环境条件下特有高山植物是经过长期的自然选择而生存下来的产物^[3,4]。高山植物具有的许多特异的生理生态适应特点是在特殊的环境条件诱导下通过植物本身的遗传变异获得的,其中与影响植物生长发育、物质代谢、结构和功能等有关的生态因素——海拔高度关系密切^[5-11]。生态环境条件对植物抗逆性影响的研究报道很多^[12-14]。但对于生长在青藏高原特殊生境下植物的研究,特别是对长期处于极端自然高寒低温胁迫的高山植物适应性的生理生态学研究至今甚少。青藏高原是特殊生境的典型代表,独特的高寒生态环境因素对于不能移位避灾存活,唯有适应环境才能生存的植物,在发生、演化、适应和发展等生命活动过程的影响是极其深刻的。本文选择了广泛分布于青藏高原不同海拔地区的典型抗寒植物——矮嵩草(*Kobresia humilis*)为试验材料,就其高寒低温生理生态适应特性和抗逆性的生化反应随海拔梯度变化的规律和差异进行了比较分析。

1 研究区概况与试验方法

1.1 研究区

设在青藏高原东北部的不同海拔梯度上。地理位置东经101°12'~101°35',北纬36°35'~37°45'。试验区海拔高程2200~4000m;年平均气温-4.5~-6.7;年平均降水量300~600mm;3200m以上的试验区基本无春夏秋冬之分,只有冷暖之别。

1.2 供试材料

试验材料选用生长在海拔4000m(大坂山顶),3200m(中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站,以下简称海北站)和2200m(西宁)地区的同种矮嵩草,为了保证3个不同海拔地区所取样品的一致性,根据植物生长和发育节律的变化,将3个地区矮嵩草的物候期划分为展叶前期和后期,花果前期和后期,枯草前期。分别按物候期观测取样,矮嵩草原产地生态环境因子的观测与有关生理生态指标的取样分析同步进行。根据各试验条件要求,其中用于非结构性碳水化合物及其组分的分析材料,分别在花果前期和枯黄前期取样,将材料先在15℃烘箱中烘15min,快速杀死组织,然后在70℃烘干到恒备用;用于测定色素含量的部分材料分别在原产地取样,用丙酮·乙醇·水=4.5:4.5:1的提取液将新鲜叶片固定于30ml的避光棕色瓶中,带回实验室进行分析;用于有关酶分析的材料,分别从3个地区用冰瓶取样,带回实验室进行酶液提取和分析;同时,从上述几处挖取连根带土(约35cm×30cm×30cm)的整块试验材料,用木箱运回实验室,按照有关测定方法进行光合速率和光呼吸强度等生理指标的测定。

1.3 测定方法

用美国产 LR-188B 型量子/辐射/照度计测定试验区的太阳总辐射强度和光合有效辐射强度 (PAR); 用国产 WHM I 型温湿度表测定空气温度和大气相对湿度; 按照蒽酮法测定植株的可溶性糖含量, 并根据改良蒽酮比色法测定蔗糖、果糖和葡萄糖含量; 按朱广廉等^[15]的方法测定叶绿素和类胡萝卜素含量; 按李德耀等^[16]的方法用 SP-Z 液相极谱氧电极测定光合速率; 参照 Cao 等^[17]的方法测定光呼吸速率; 类黄酮含量按照 Geism an^[18]的方法测得; 按照章骏德等^[19]方法测定过氧化物酶活性。

2 研究结果

2.1 不同海拔矮嵩草的生长特点和干物质含量差异

在同一生长季内, 生长在3个不同海拔地区的矮嵩草, 不论是生长发育状况或干物质积累变化都存在着较大差异, 但有一个较明显的变化规律(表1), 即随着海拔高度的增加, 矮嵩草的地上部生长受到明显抑制, 生长速度变得很缓慢, 植株高度趋于低矮, 叶片变小。反之, 随着海拔高度的降低, 生长速度加快, 植株高度明显提高, 叶面积增大。3地相比, 在花果前期生长在海拔4000m 和3200m 处的植株平均高度比海拔2200m 处的分别低67.4% 和51.5%; 叶面积分别减少59.7% 和42.9%。

表1 花果前期生长在不同海拔矮嵩草植株的高度, 叶面积和干物质含量比较

Table 1 Comparison of plant height, leaf area and dry matter content per plant of *K. humilis* grown at different altitudes in flowering fruiting- I

采样地点 Sampling place	海拔高度(m) Altitude	植株高度(cm) Plant height	叶面积(cm) ² Average leaf area	干物质含量(mg/plant) Content of dry matter
大坂山 Daban Mt	4000	4.2 ± 0.11	1.85 ± 0.28	65.1 ± 0.36
海北站 Haibei station	3200	6.3 ± 0.18	2.62 ± 0.51	78.2 ± 0.34
西宁 Xining	2200	13.0 ± 0.17	4.59 ± 0.32	92.1 ± 0.62

从植株干物质含量的差异看出, 花果前期, 生长在3个不同海拔地区的矮嵩草其干物质含量变化与植株高度和叶面积的变化规律基本一致。其中生长在海拔4000m 处的植株干物质含量最少, 比海拔2200m 处的减少29.3%; 3200m 处植株积累的干物质含量居中, 比海拔2200m 处的少15.1%, 呈现出随海拔高度降低而依次减少趋势。经相关分析表明: 植株高度, 叶面积和干物质含量与海拔高度之间呈极显著负相关 ($r = -0.9739; -0.9832; -0.9988$)。从中看出青藏高原不同海拔矮嵩草的生长发育特点和物质积累差异, 可能与3个不同海拔地区的太阳辐射强度和紫外线辐射强度等的差异直接有关, 因为随着海拔高度的变化, 会导致温度, 湿度, 太阳辐射和紫外线辐射强度等的很大改变。

2.2 不同海拔地区矮嵩草的色素含量变化和光合特性差异

花果后期, 3个不同海拔地区之间, 矮嵩草的总叶绿素含量变幅较大(表2), 在1.770~ 2.029mg/g FW 之间, 生长在海拔4000m 处的矮嵩草总叶绿素含量较低, 而海拔2200m 处的含量较高。3地相比, 4000m 和3200m 处的总含量比2200m 的分别低12.7% 和5.19%。高海拔植株的叶绿素 a/b 比值比低海拔地区的增大。此外, 发现在不同海拔之间, 类胡萝卜素含量的差异与叶绿素含量的变化趋势相反, 海拔4000m 和3200m 处植株叶片的类胡萝卜素总含量分别比2200m 处的高35.3% 和13.8%, 表现出海拔越高, 类胡萝卜素含量增加越明显的规律。经相关分析表明, 叶绿素含量与植株原生长地的海拔高度呈负相关关系 ($r = -0.9853$), 类胡萝卜素含量与海拔高度呈正相关关系 ($r = 0.9821$), 植株叶片的类黄酮含量变化随着海拔的升高亦表现出相应增加的趋势。这种现象可能是对高海拔低温地区强烈的太阳辐射和强紫外线照射等极端环境条件的一种适应性反应。因为有关实验已经证实, 较低的叶绿素含量可减少对可见光的吸收^[20], 较高的类胡萝卜素和类黄酮含量则有利于高海拔植物吸收强烈的紫外线辐射, 使高海拔植物减少或避免高寒地区强辐射强紫外线和低温等环境胁迫的损伤, 从而保证植物的正常生长发育过程, 光合作用和物质生产能力。

表2 花果后期生长在不同海拔地区矮嵩草的叶片色素含量

Table 2 The content of chlorophyll carotenoid and flavonoid in *K. humilis* grown at different altitudes in flowering fruiting- II

采样地点 Sampling place	海拔高度 Altitude (m)	总叶绿素含量 Total chlorophyll content (mg/g FW)	叶绿素 a/b 比值 Chl a/b	类胡萝卜素含量 Carotenoid content (mg/g FW)	类黄酮的吸光度 Absorption lum inosity of flavonoid	
					O. D _{360nm} μ	O. D _{360nm} μ
大坂山 Daban Mt	4000	1.7700	4.119	0.863	0.47	0.38
海北站 Haibei station	3200	1.9237	3.399	0.726	0.45	0.36
西 宁 Xining	2200	2.0290	3.409	0.638	0.44	0.35

高海拔矮嵩草的光合速率大于较低海拔矮嵩草的光合速率(表3),且光合作用时期较长,光合作用适宜偏低,光饱和点大于 $760\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$,光补偿点大于 $46\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$,二者均高于较低海拔植株的测定结果。同时发现,随着海拔的升高叶片气孔导度明显增加,光呼吸强度降低,这与有关在云贵高原上对水稻的研究结果基本相似。表明不同海拔矮嵩草的光合特性和色素含量差异与生长地区的生态环境影响密切。因此,长期处于高寒低温、低气压、干旱缺氧、低二氧化碳浓度、强辐射和强紫外线等环境胁迫中的高海拔矮嵩草为适应高寒地区的极端环境条件,在光合作用方面基本形成了强光低温型的光合响应特点,在生理功能方面形成了耐严寒抗强辐射和强紫外线伤害的特异性功能。

表3 花果后期不同海拔矮嵩草的光合速率和光呼吸强度变化

Table 3 Changes of photosynthetic rate and rapid post-illumination oxygen consumption of *K. humilis* grown at different altitudes in flowering fruiting- II

采样地点 Sampling place	海拔高度 Altitude (m)	光合速率 Photosynthetic rate ($\mu\text{mol O}_2/\text{m}^2\text{s}$)	光呼吸强度 RPDC ($\mu\text{mol O}_2/\text{m}^2\text{s}$)
大坂山 Daban Mt	4000	4.45 ± 0.33	2.76 ± 0.18
海北站 Haibei station	3200	4.14 ± 0.28	3.68 ± 0.19
西 宁 Xining	2200	3.71 ± 0.24	4.51 ± 0.28

2.3 不同海拔矮嵩草的糖含量和酶活性变化

比较生长在2个不同海拔高度地区的矮嵩草非结构性碳水化合物含量及其组分变化,发现存在较大差异。如表4所示,花果前期,海拔4000m处矮嵩草地上和地下组织的蔗糖含量分别比3200m处的平均高65.4%和5.6%;果糖含量平均分别高110.5%和17.8%;葡萄糖含量平均分别高121.6%和88.6%;可溶性总糖量分别提高84.6%和43.8%。从中看出,高海拔植株中的葡萄糖和果糖含量的增加幅度明显大于蔗糖含量。

表4 花果前期不同海拔矮嵩草的非结构性碳水化合物含量

Table 4 The content of non-structural carbohydrate of *K. humilis* grown at different altitudes in flowering fruiting- I

非结构性碳水化合物 Non-structural carbohydrate	糖含量 Content of sugar (mg/g·DW)			
	大坂山(4000m) Daban Mt		海北站(3200m) Haibei station	
	地上组织 Aboveground	地下组织 Below ground	地上组织 Aboveground	地下组织 Below ground
蔗糖 Sucrose	79.9 ± 3.14	26.4 ± 1.42	48.3 ± 2.68	25.0 ± 1.46
果糖 Fructose	41.4 ± 3.08	20.5 ± 1.70	19.7 ± 1.95	17.4 ± 1.39
葡萄糖 Glucose	29.7 ± 1.34	16.6 ± 1.61	13.4 ± 1.65	8.8 ± 0.98
可溶性总糖 Total soluble sugar	168.3 ± 4.77	102.1 ± 5.68	91.7 ± 5.33	71.0 ± 3.25

高海拔矮蒿草的可溶性总糖含量的季节变化亦具有一个明显的特点(图1),不论是展叶后期,花果期还是在枯黄前期,可溶性总糖含量都始终高于较低海拔植株的含量,并且都随着海拔的升高,其含量均得到相应增加,此外,不论是在高海拔还是在较低海拔地区,矮蒿草的地上和地下组织糖含量的变化随着生长季节的进程而表现出很大差异。其中花果前期地上组织的非结构性碳水化合物含量明显高于地下组织的含量,高海拔的尤其突出。而在枯黄前期,地下组织的含量则又明显大于地上组织的含量。在高海拔地区,植株中积累的蔗糖含量在总糖含量中所占的比例有所下降,而果糖和葡萄糖含量在总糖中所占的组成比例增加,表明高海拔地区的矮蒿草,除了含有较高的非结构性碳水化合物外,其各类糖的组成比例也是不一样的。这些特征与高海拔矮蒿草所表现的高度抗逆性的现象完全一致,与碳水化合物能增强植物抗寒性的理论相吻合^[12]。本文也观测到高海拔地区的矮蒿草生长极为缓慢,光合作用的产物消耗亦很少,实践证明这可能是由于高原海拔高度上幅加强,气候寒冷,大风干旱和强辐射等综合生态因素作用导致植株矮化等以及植物所需要的能量减少所致。从而大量的非结构性碳水化合物贮藏在体内,为植株的生长和繁殖提供了充足的营养成分,同时又为提高矮蒿草的抗逆性提供了物质基础。因此,这是高山矮蒿草能够适应极其恶劣高寒态环境条件的主要原因之一,也是青藏高原特有植物适应与进化的一种表现。

随着海拔高度的改变,矮蒿草的叶过氧化物酶活性发生较大变化(表5),表现出随海拔高度的升高叶过氧化物酶活性明显增强。其中海拔4000m处的叶过氧化物酶活性平均比2200m处的活性高88.2%,3200m处的酶活性平均比2200m处的高38.8%,这与在低温条件下许多农作物叶组织过氧化物酶活性增强的现象有些相似。证明高寒低温能增强植物的过氧化物酶活性,调节细胞透性,防止膜的损伤。因此,作者认为高海拔矮蒿草的这种生理特性可能是青藏高原典型抗寒植物对高寒逆境胁迫的一种对策,也可能是高寒植物适应不利环境条件的一种“保护性反应。”

3 结论与讨论

综上所述,青藏高原高海拔区的典型植物矮蒿草生长非常缓慢,植株趋于低矮,叶片变小,光合作用产物消耗很少,这都是极端环境胁迫所致。体内丰富的类胡萝卜素和类黄酮含量是吸收大量紫外线,防护对植株的损伤,提高高寒植物生存能力的主要途径之一。

在海拔3000m以上的地区高寒低温,强辐射强紫外线和低气压等不利因素并存,二氧化碳浓度偏低,氧气含量只有海平面的2/3,这些都是限制高海拔植物生长,光合作用和物质生产的不利因素。但是高海拔矮蒿草具有发达的通气组织,多层栅栏组织,发达的角质膜^[21]和较强的生理活性,这些结构和生理功能方面的优势和特异性弥补了环境胁迫造成的制约效应,从而保护了高寒植物的生长发育,促进了植物的光合

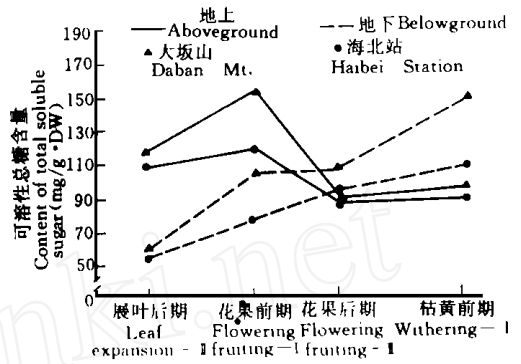


图1 不同海拔矮蒿草地上地下组织可溶性总糖含量的季节变化

Fig 1 Season changes of total soluble sugar of aboveground and belowground in *K. humilis* at different altitudes

表5 花果前期不同海拔矮蒿草叶过氧化物酶活性的差异

采样地点	海拔高度	过氧化物酶活性
Sampling place	Altitude (m)	Activity of peroxidase (unit Guqiacol/g FW · h)
大坂山	4000	44.6 ± 2.45
Daban Mt		
海北站	3200	32.9 ± 2.27
Haibei station		
西宁	2200	23.7 ± 2.15
Xining		

作用和物质生产与积累。此外,高海拔矮嵩草光合速率,光补偿点,光饱和点和色素含量的增加,以及光呼吸速率的降低,都说明不同海拔植物的生长发育和光合作用特性在一定程度上均依赖于因海拔高度的改变而产生的一系列特殊生态因素,无疑这是对高海拔逆境的一种适应。从非结构性碳水化合物含量的变化规律也表明,果糖、葡萄糖和可溶性总糖含量变化与海拔高度关系密切,与不同海拔植株的抗寒性差异一致,海拔越高其耐寒力越强^[22]。可见,非结构性碳水化合物对增强植物的抗寒力起着重要作用,高海拔矮嵩草叶过氧化物酶活性的明显增强也进一步证明过氧化物酶与抗寒性关系密切。上述这种差异在高寒植物对高寒低温逆境的适应过程中具有特殊的意义。因此,这些生理生态特性是矮嵩草适应高海拔极端环境条件不可缺少的重要因素,是增强矮嵩草抗寒性的主要生理生化基础之一。

参 考 文 献

- 1 中央广播电台科技组 揭开世界屋脊的奥秘 北京:地质出版社,1981. 4~ 98
- 2 青藏项目专家委员会 青藏高原形成演化、环境变迁与生态系统研究 北京:科学出版社,1966 181~ 371
- 3 李渤生,张经纬,王金亭,等 西藏高山冰缘植被的初步研究 植物学报,1982 23(2): 132~ 139
- 4 王为义 高山植物结构特异性的研究 高原生物学集刊,1985, 5: 20~ 30
- 5 Woodward F I The differential temperature responses of the growth of certain plant species from different altitudes I. Growth analysis of *Phleum alpinum* L., *P. bertolonii* D. C., *Stellaria alba* Kit and *Dactylis glomerata* L. *New phytol*, 1979, 82: 385~ 395
- 6 Woodward F I The significance of interspecific differences in specific leaf area to the growth of selected herbaceous species from different altitudes *New phytol*, 1983, 95: 313~ 323
- 7 Woodward F I Ecophysiological studies on the shrub *Baccinium myrtilloides* L. Taken from a wide altitudinal range *Oecologia*, 1986, 70: 580~ 586
- 8 Körner Ch, Mayr R. Stomatal behaviour in alpine plant communities between 600 and 2 600 metres above sea level In: Grace J., Ford E D, Jarvis P F. *Plant and their atmospheric environment* Blackwell, Oxford, 1980 205~ 218
- 9 Baig M N and Tranquilini W. The Effects of wind and temperature on cuticular transpiration of *Picea abies* and *Pinus cembra* and Their Significance in Desiccation Damage at the Alpine Treeline *Oecologia*, 1980, 44: 252~ 256
- 10 郭 柯,李渤生,郑 度 喀喇昆仑山——昆仑山地区植物区系组成和分布规律的研究,植物生态学报,1997, 21(2): 105~ 114
- 11 秦志业,谢文忠 藏北土门地区垫状植物的形态与生态观察 植物学报,1980, 22(2): 177~ 181
- 12 刘祖祺,张石城 植物抗性生理学 北京:中国农业出版社,1994 1~ 84
- 13 Levitt J. *Responses of plants to Environmental stress* Academic Press 1980 496~ 498
- 14 Katteman F. *Environmental Injury to plants* Academic press, 1990 1~ 58
- 15 朱广廉 植物生理学实验 北京:北京大学出版社,1990 51~ 54
- 16 李德耀,邱国雄 氧电极法测定光合作用技术探讨 植物生理学通讯,1992, 5: 23~ 25
- 17 Cao S J, Chen S S and Li M Q. Rapid post illumination oxygen consumption and its relation to photorespiration. *Acta phytotaxonomica*, 1988, 14(4): 313~ 317
- 18 Geissman T A. Anthocyanins, chalcones, aurones, flavones and related water-soluble plant pigments In: Paech K and Tracey M V ed *Modern methods of plant analysis*, vol 3 Springer-Verlag, Berlin, 1995. 450~ 498
- 19 章骏德,刘国屏 植物生理实验法 南昌:江西人民出版社,1982 30~ 33
- 20 Tieszen L L, Comparisons of chlorophyll content and leaf structure in arctic and alpine grasses *American Midland Naturalist*, 1970, 83: 238~ 253
- 21 周广泰 青海高山植物解剖特点的研究 西宁:青海师范大学学报, 4: 45~ 60
- 22 Green D H, Laing W A and Kipnis T. Photoinhibition of photosynthesis in intact kiwifruit leaves *Effect of temperate plant*, 1988, 174: 152~ 158